Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg
Vorstand: Prof. Dr. K. Gößwald

Beiträge zur Postembryonalentwicklung von Solenopsis fugax LATR. (Hym., Formicidae) nebst einigen histochemischen Untersuchungen

Auszug
aus der

I N A U G U R A L - D I S S E R T A T I O N

zur Erlangung der Doktorwürde der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Julius Maximilians-Universität zu Würzburg

vorgelegt von

W o l f g a n g E. G l ö c k n e r

Würzburg 1954

Tag der mündl. Prüfung:

26. Jan. 1955

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg

Vorstand: Prof. Dr. K. Gößwald

Beiträge zur Postembryonalentwicklung von Solenopsis fugax LATR. (Hym., Formicidae) nebst einigen histochemischen Untersuchungen

Auszug
aus der

I N A U G U R A L - D I S S E R T A T I O N

zur Erlangung der Doktorwürde der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Julius Maximilians-Universität zu Würzburg

vorgelegt von

W o l f g a n g E. G l ö c k n e r

Würzburg 1954

Aus dem Inhalt:
Einleitung (Biologie der Diebsameise Solenopsis fugax LATR., Problemstellung, Material und Methodik). Die Organisation der Arbeiterinnen- und Geschlechtstierlarve. Der Verlauf der Metamorphose bei den drei Kasten. Diskussion der Ergebnisse. Histochemische Untersuchungen (Untersuchungen der Labialdrüsen, Untersuchungen auf Eisen und Kohlenhydrate). Zusammenfassung. Literaturverzeichnis. Abbildungen.

Im Rahmen der Beiträge zur Postembryonalentwicklung von Solenopsis fugax LATR. sollte untersucht werden, inwieweit Zusammenhänge zwischen Besonderheiten der Lebensweise und der Histologie auftreten und ob während der Postembryogenese Unterschiede in der Entwicklung der drei Kasten festzustellen sind.

Der Darmkanal der ☿-Larve unterscheidet sich sowohl histologisch als auch physiologisch von dem der ♂♀-Larve. Bei der ☿-Larve nimmt der Mitteldarm fast die gesamte Körperhöhle ein. Er fällt besonders durch sein übermäßig stark vakuolisiertes einschichtiges Epithel auf. Der Hinterdarm stellt demgegenüber eine räumlich sehr begrenzte, außerordentlich gering differenzierte Invagination dar. Die Sekretionsart des ☿☿-Mesenterons ist eine apocrine, die des ♂♀-Mesenterons eine holocrine. Rectalpapillen werden während der Larvenentwicklung bei allen Kasten in der Dreizahl angelegt und entwickeln sich auf eine ähnliche Weise wie es LOTMAR (1945) für Apis beschreibt. Unterschiede zwischen den Kasten sind nur gradueller Natur.

Bei den Labialdrüsen der ☿- und ♂♀-Larven treten anatomische und histologische Unterschiede auf. Während bei den Arbeiterinnenlarven durch sackartige Erweiterungen der paarigen Ausführgänge zwei äußerst große, den gesamten Kopfraum ausfüllende Reservoire entstehen, bleibt bei den Geschlechtstierlarven die volumenmäßige Entwicklung der Labialdrüsenreservoire weit hinter der der ☿☿ zurück. An die Reservoire schließen sich bei ☿-Larven unverzweigte oder einfach verzweigte, bei den ♂♀-Larven stets mehrfach verzweigte Drüsenschläuche an. Diese Drüsenschläuche stellen die eigentlichen, Speicheldrüsensekret erzeugenden Drüsen dar. Die Aufgabe der stark hypertrophierten Labialdrüse ist unklar, zumal Solenopsis keinen Kokon spinnt.

Außer Labialdrüsen sind bei ☿-Larven nur noch Prothorakaldrüsen nachzuweisen, die sicherlich die Rolle von Inkretdrüsen spielen: gegen Ende der Larvenzeit degenerieren sie.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Bei Geschlechtstierlarven konnten außerdem die Anlagen paariger Maxillardrüsen nachgewiesen werden. Dem histologischen Bild nach scheinen sie noch funktionsuntüchtig zu sein.

Das Nervensystem, das keine Besonderheiten darbietet, besteht bei ☿- und ♂♀-Larven aus dem Cerebral- und Suboesophagealganglion und aus 13 Ganglienpaaren. Die letzten drei verschmelzen bereits embryonal bzw. werden als verschmolzenes Ganglion angelegt (HEINZ 1953). Im medianen Teil des Protocerebrums konnten neurosekretorische Zellen nachgewiesen werden. Kastenunterschiede sind nur unbedeutend.

Das Tracheen- und Gefäßsystem zeigt infolge der Hypertrophie des Mitteldarmepithels eine dadurch bedingte eigene Ausbildung. Ventral vom Dorsalgefäß liegt der pericardiale Zellstrang, dessen Zellen mit dem Ablauf der Metamorphose vermutlich in einem Zusammenhang stehen (vgl. MEYER 1951). Nach PFLUGFELDER (1952) besitzen sie eine Stoffwechselfunktion.

Die larvalen Oenocyten entstehen bei allen drei Kasten aus Hypodermiszellen. Da die embryonalen Oenocyten während der Larvenentwicklung degenerieren, stellen die larvalen die zweite Generation dar. Diese gehen im Verlauf der Metamorphose zu Grunde und imaginale Oenocyten, die auf die gleiche Weise entstehen, treten als dritte Generation an deren Stelle.

Die Corpora allata und die Corpora cardiaca sind vorhanden, mitunter jedoch nur schwer zu erkennen.

☿-Junglarven besitzen Gonaden, die während des Larvenlebens völlig resorbiert werden und histologisch nicht mehr nachzuweisen sind. - Bei ♂♀-Larven setzt die geschlechtliche Differenzierung relativ spät ein: erst bei Altlarven lassen sich histologisch und morphologisch Unterschiede feststellen.

Die Histolyse des Mesenterons der ☿☿ beginnt bereits vor dem Kotausstoß (vgl. GLÖCKNER 1951). Die ersten degenerativen Veränderungen werden an der Valvula cardiaca und an der Cardiaregion sichtbar. Die folgenden Prozesse stellen einen bei Ameisen noch unbekannten Modus des Epithelabbaues dar: das Mitteldarmepithel löst sich in seiner Gesamtheit von dem darunter liegenden Regenerationsepithel ab und wird sofort ausgestoßen; dabei sind noch offenbar funktionstüchtige Nuclei im Gewebe festzustellen. Eine Resorption des larvalen Epithels kann also nicht stattfinden; sie dürfte auch in den Fällen, wo Epithelreste als "Corpus luteum" noch längere Zeit im Mitteldarmlumen zu beobachten sind, sehr un-

wahrscheinlich sein, da das junge Epithel aus noch wenig differenzierten Zellen besteht. - Der ektodermale Vorder- und Hinterdarm unterliegt nur einer teilweisen Metamorphose. Hauptsächlich kommt es zu weiteren Differenzierungen, denen Mitosen zu Grunde liegen. Das neue Mitteldarmepithel, das das definitive darstellt, beginnt im Verlauf der Puppenzeit mit einer merocrinen Sekretion, die später, kurz vor dem Schlüpfen, in eine holocrine übergeht. Dabei findet keine nochmalige Epithelablösung statt.

Bei Geschlechtstierlarven löst sich nach dem Kotdurchbruch das larvale Mitteldarmepithel durch eine Art verstärkter holocriner Sekretion ab und verbleibt noch einige Zeit im Mitteldarmlumen. - Die Sekretion geht bei ♂♀-Puppen, wie bei ♀-Puppen, von einer merocrinen in eine holocrine über.

Der imaginale Darmtraktus von Solenopsis gleicht sehr dem von Myrmica. - Der Nahrungsbrei wird im Mitteldarmlumen von eosinophilen Granulationen umhüllt, ohne daß es zur Bildung echter peritrophischer Hüllen kommt.

Labialdrüsen und Malpighigefäße werden fast ohne Beteiligung von Phagocyten histolysiert. Reste von beiden larvalen Organen sind noch in der Puppe nachweisbar und damit von allen degenerierenden Organen am längsten existent.

Mandibulardrüsen werden erst bei sich bereits ausfärbenden Puppen als sehr stark reduzierte Organe angelegt. Es läßt sich nicht entscheiden, ob diese Drüsen bei der Imago funktionsfähig sind. Bei älteren Imagines, insbesondere bei ♂♂, sind sie oft histologisch nicht mehr nachweisbar. Mit diesen Befunden rückt die Frage nach der biologischen Bedeutung in den Vordergrund. Nach GÖSSWALD (1953) braucht die Ausbildung der Mandibulardrüsen mit der Entwicklung der Mandibeln nicht konform zu gehen, da die Drüse sicherlich mehrere Funktionen auszuüben vermag. Bei Anergates (MEYER 1951) und Teleutomyrmex (GÖSSWALD 1953) stehen normal entwickelten Mandibulardrüsen reduzierte Mandibeln und teilweise auch reduzierte Mandibularmuskeln gegenüber. In Solenopsis besitzen wir nun ein Beispiel für den umgekehrten Fall, wo besonders gut entwickelten Kiefern (diebische Nahrungssuche!) und sehr kräftig ausgebildeten Mandibularmuskeln stark reduzierte Mandibulardrüsen gegenüberstehen.

Die Maxillardrüsen sind bei ♀♀ und ♀♀ gut entwickelt, bei ♂♂ zeigen sie oft eine auffallende Labilität in ihrer Lage und Ausdehnung. Über ihre Funktion ist man sich, ebenso wie bei den

Mandibulardrüsen, noch nicht im klaren. Vielleicht weist die Tatsache, daß Maxillardrüsen bei normal, räuberisch oder diebisch lebenden Arten stets gut ausgebildet sind, während sie bei sozialparasitisch lebenden Arten fehlen können, einen Weg zur Erklärung.

Pharyngealdrüsen sind bei ☿☿ und ♀♀ normal entwickelt. Sie zeigen nur bei ♂♂ eine Rückbildung.

Während die meisten Drüsen ausschließlich durch Einstülpungen des Ektoderms entstehen, begegnen wir bei der Organogenese der imaginalen Labialdrüse einer differenzierteren Bildungsweise. Neben der Beteiligung ektodermaler Partien hat auch das Mesoderm am Aufbau dieser Drüse Anteil. Von ersterem werden die paarigen Gänge und der unpaare Ausführgang gebildet, von letzterem die eigentlichen Drüsen. Die Verbindung beider Teile wird erst bei älteren Puppen hergestellt. Kastenunterschiede treten nicht auf.

Die Metathorakaldrüsen stellen bei Solenopsis ☿☿ und ♀♀ sehr gut entwickelte Drüsen dar. Bei ♂♂ fehlen sie völlig. Über die Bedeutung dieser Drüse sind verschiedene Ansichten geäußert worden. Im Zusammenhang mit der Lebensweise läßt sich bei Solenopsis keine eindeutige Entscheidung fällen.

Bei der postembryonal auftretenden Fusion der Ganglienknoten ergibt sich am Ende der Puppenzeit bei ☿☿ folgendes Bild: im Thorax 3 Ganglien (I,II,III-V), im Petiolus 1 (VI) und im Gaster 3 (VII,VIII,IX-XIII). Eine Differenzierung ist im Oberschlundganglion am deutlichsten festzustellen. Die Corpora pedunculata weisen trotz nur schwacher konkaver Einwölbungen eine relativ normale Ausbildung auf. Die Lobi optici werden als stark reduzierte Fasern angelegt. Damit steht die geringe Zahl der Ommatidien in gutem Einklang (6-9 Facetten, nach STITZ 1939). Solenopsis verfügt zwar über das kleinste Gehirn der untersuchten Ameisen, darf aber deshalb nicht als mit nur geringen psychischen Fähigkeiten ausgestattet angesehen werden. - Bei ♂♀ verlaufen die Ganglienverschmelzungen ähnlich. Die Lobi optici sind bei beiden Geschlechtern nahezu gleich groß ausgebildet. Die Corpora pedunculata zeigen bei ♂♂ eine gewisse Rückbildung.

Beim ♀-Geschlechtsapparat sind die Anhangsdrüsen stark reduziert. Analwärts von der Bursa copulatrix mündet eine Vaginaldrüse in die Vagina, die bisher bei Ameisen noch nicht beschrieben wurde. Die Anzahl der Ovariolen in einem Ovar schwankt zwischen 14 und 18. Die Ovarialtasche besitzt ein in lebhafter Se-

kretion befindliches Epithel. - Der Stachelapparat ist bei ♂♂ und bei ♀♀ normal ausgebildet; die Muskulatur ist sehr kräftig.

Im ♂-Geschlechtsapparat sind die Vasa efferentia auffallend kurz, das Epithel der Vesicula seminalis stark gefaltet und die kugeligen Anhangsdrüsen relativ groß. -

Während Mitteldarm, Malpighigefäße, Labial- und Prothoraxdrüsen als larvale Bildungen anzusehen sind, stellen Vorder- und Hinterdarm, ZNS, Tracheen- und Gefäßsystem larvo-adulte Bildungen dar (GEIGY 1941). Diese erleiden während der Metamorphose nur geringfügige Umwandlungen bzw. unterliegen einer weiteren Differenzierung. Zu den adulten Bildungen gehören außer Labial-, Maxillar-, Mandibular-, Pharyngeal- und Metathorakaldrüsen, imaginaler Mitteldarm, imaginale Malpighigefäße, Rectalpapillen, Gonaden (bei ♂♀) und Thoraxmuskulatur (bei ♂♀). -

Im Rahmen der histochemischen Untersuchungen wurde u.a. die Frage, warum Myrmicinenlarven nie, Formicinenlarven jedoch fast immer einen Kokon spinnen (obligatorische und fakultative Kokonlosigkeit), einer Klärung näher zu bringen versucht. Die WHEELER sche Trophallaxistheorie, die nur für wenige Myrmicinen sichergestellt ist, kann als alleinige Erklärung für das Ausbleiben des Kokonspinnens nicht anerkannt werden.

Das Labialdrüsensekret und das Labialdrüsenepithel verschiedener Myrmicinen- und Formicinenlarven wurde vergleichend histochemisch untersucht. Danach ergab sich, daß zwischen den Sekreten kokon- und nicht kokonspinnender Arten, bis auf das Auftreten eines neuen metachromatischen Effektes, keine wesentlichen Unterschiede zu finden sind. Bei Verwendung von Toluidinblau (nach vorangegangener Fixierung in einer wäßrigen Lösung von Plumbum subaceticum cryst.) färbte sich das Labialdrüsensekret der Formicinenlarven metachromatisch g r ü n . Es wird die Vermutung aufgestellt, daß in dieser grünen Metachromasie vielleicht der Schlüssel zur Klärung des Problems zu suchen ist; die dem grünen Farbeffekt sicherlich zu Grunde liegende unterschiedliche Beschaffenheit des Labialdrüsensekretes könnte für die Fähigkeit, Kokons zu spinnen, von Bedeutung sein. Da neben der grünen auch die schon bekannte rotviolette metachromatische Färbung mit auftrat, dürften wir im Toluidinblau den ersten b i m e t a c h r o m a t i s c h e n Farbstoff gefunden haben; einen Farbstoff, der in zwei metachromatischen Formen auftritt. Eine Deutung ist vorerst noch nicht möglich.

Bei Eisenfütterungen von Solenopsislarven ergibt sich die Tatsache, daß das aufgenommene Eisen die peritrophischen Hüllen zu passieren vermag und von den Mitteldarmzellen resorbiert wird. Dabei fällt eine vordere Mitteldarmzone durch die Fähigkeit auf, Eisen in größeren Mengen zu akkumulieren. Die Kerne dieser Mitteldarmzellen absorbiesen schließlich das gesamte im Darmlumen erreichbare Eisen und vergiften sich dadurch selbst. - Die natürlich vorkommenden Eisenmengen sind außerordentlich gering und beschränken sich fast nur auf den Fettkörper.

Kohlenhydrate finden sich in Larven weit verbreitet, insbesondere im Mitteldarmepithel und im Corpus adiposum. Da mit dem Nachlassen oder Aufhören der sekretorischen Tätigkeit des Mitteldarmepithels auch ein Nachlassen oder Aufhören der kohlenhydratpositiven Reaktionen festzustellen ist, wird vermutet, daß Kohlenhydrate eine maßgebliche Rolle bei der Sekretion spielen. Bei Altlarven fällt ebenfalls eine Zone vorderer Mitteldarmzellen durch einen höheren Kohlenhydratgehalt gegenüber der Umgebung auf; eine Zone, die mit der Eisen akkumulierenden Zone identisch zu sein scheint. Wahrscheinlich handelt es sich hier um physiologisch sehr aktive Zellen.

Solenopsis fugax LATR. stellt nach den durchgeführten Untersuchungen eine an die Lebensweise außerordentlich gut angepaßte Ameise dar. Es sei hier nur an die Ausbildung der Mandibeln und deren Muskulatur und an den Stachelapparat mit seiner Muskulatur erinnert. Im Zusammenhang damit stellen die Rückbildungen der optischen Zentren ebenfalls Anpassungen und keine Degenerationen dar. Die histologische Sonderstellung, die Solenopsis in mehreren Punkten einnimmt, läßt sich nicht erklären. Ich verweise besonders auf die Ausbildung des larvalen Mitteldarmepithels, dessen Degenerationsmodus und auf die Entwicklung der larvalen Labialdrüsen. Weiter ist die völlige Rückbildung der Gonaden bei ♀♀ während der Postembryogenese zu beachten. Auch das fast völlige Fehlen von Mandibulardrüsen und der merkwürdige Bau des ♀-Genitalapparates sind Eigenheiten der Diebsameise, die sich heute noch nicht erklären lassen.

Die Labilität von Organen (wie sie bei Solenopsis in manchen Fällen festgestellt wurde) deutet nach GÖSSWALD (1953) auf eine in Abwandlung begriffene Art hin. Die gewonnenen Ergebnisse scheinen jedoch nicht dazu zu berechtigen, diese These auch für Solenopsis anzuwenden.

Verzeichnis der im Auszug angegebenen Literatur:

GEIGY, R., 1941. Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination. Rev. Suisse Zool. 48, 483-494.

GLÖCKNER, W.E., 1951. Über die Metamorphose des Darmkanals bei Tapinoma erraticum LATR. (Hym., Formicidae). Rel. Arb. Inst. Angew. Zool. Würzburg.

GÖSSWALD, K., 1953. Histologische Untersuchungen an der arbeiterlosen Ameise Teleutomyrmex schneideri KUTTER (Hym., Formicidae). Mitt. schweiz. ent. Ges. 26, 81-128.

HEINZ, A., 1953. Über die Embryonalentwicklung der Diebsameise (Solenopsis fugax). Rel. Arb. Inst. Angew. Zool. Würzburg.

MEYER, G.F., 1951. Histologische Untersuchungen an der arbeiterlosen Ameise Anergates atratulus SCHENK (Hym., Formicidae). Inaug. Diss. Inst. Angew. Zool. Würzburg.

PFLUGFELDER, O., 1952. Entwicklungsphysiologie der Insekten. Probleme der Biologie, Band 5. Leipzig.

STITZ, H., 1939. Hautflügler oder Hymenoptera. I: Ameisen oder Formicidae. Aus: DAHL, Die Tierwelt Deutschlands. Verlag Gustav Fischer, Jena.

Anschrift des Verfassers:

Wolfgang E. Glöckner, Studienassessor, Weiden/Opf., Naabstr.9

RUDOLF BAEHR DRUCK- UND WERBETECHNIK
WÜRZBURG BOLOFFSTEINSTR. 3